云　南　植　物　研　究　2008，30 (6)：679～687
Acta Botanica Yunnanica　　DOI：10.3724 SP.J.1143.2008.08064

高黎贡山北段植物群落 TWINSPAN 数量分类研究

欧光龙[1,2]，彭明春[1]，和兆荣[1]，王崇云[1]，王浩波[1]，向　伶[1]
(1 云南大学生态学与地植物学研究所，云南 昆明　650091；2 西南林学院国家林业局西南地区
生物多样性保育重点实验室，云南 昆明　650224)

摘要：采用 TWINSPAN 数量分类方法对高黎贡山北段植物群落进行研究，将研究区 68 个样地归并为 18 个聚组，并参照《云南植被》和《中国植被》的分类原则和系统将研究区植物群落划归为 6 个植被型、7 个植被亚型、7 个群系组、10 个群系和 18 个群落；TWINSPAN 数量分类反映了群落分布随海拔和干扰变化的规律。
关键词：高黎贡山；植物群落；TWINSPAN；数量分类
中图分类号：Q 948　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253-2700 (2008) 06-679-09

Quantitative Classification of Plant Communities on the Northern Part of Gaoligong Mountains by TWINSPAN

OU Guang-Long[1,2]，PENG Ming-Chun[1]，HE Zhao-Rong[1]，
WANG Chong-Yun[1**]，WANG Hao-Bo[1]，XIANG Ling[1]
(1 *Institute of Ecology and Geobotany*，*Yunnan University*，Kunming 650091，China；2 *Key Laboratory of Biodiversity Conservation in Southwest China of the State Forest Administration*，*Southwest Forestry College*，Kunming 650224，China)

Abstract：Quantitative classification of plant communities on the northern part of Gaoligong Mountains was carried out by TWINSPAN. 68 plots were investigated and divided into 18 groups. According to the principle and system of classification in Yunnan Vegetation and China Vegetation，the plant plots are attributed to 18 communities，10 formations，7 formation groups，7 vegetation subtypes and 6 vegetation types. While the results of TWINSPAN revealed that the plant communities were gradually changed with elevation and disturbance.
Key words：Gaoligong Mountains；Plant community；TWINSPAN；Quantitative classification

群落分类是群落研究的一个重要方面，以 Brown-Blanquet 为代表的法瑞学派通过对植物群落的区系组成的鉴别来划分各种植被类型，以鉴别种或特征种、特征种组来指示群落，传统上常用排表法来进行群落分类（周纪纶等，1985）。但是在物种丰富和植被复杂地区，要客观地判定植物群落却是一个难题。随着计算机技术的发展使得运算较为复杂的数量分析方法应用于群落分类研究。Hill (1979) 首次提出 TWINSPAN 数量分类方法，该方法通过数量分类以指示种来区别群落，客观地将植物群落分门别类，是目前使用最多的数量分类方法 (张金屯，2004)。Oksanen and Minchin (1997) 对该程序进行了完善补充；McCune and Mefford (1999) 和 Hill and Smilauer (2005) 编写了 TWINSPAN 的 Windows 版本 Wintwins，使该程序更加人性化，更便于数据的处理和分析。另外，该方法并不局限于群落的数量分类研究，可与 DCA、CCA、DCCA 等排序技术结合用于群落组成及结构（El-Bana，2002)、群落与环境之间关系（Lyon and Sagers，2002；Baruch，

基金项目：美国大自然保护协会（TNC）和云南省林业厅 GEF 项目共同资助
通讯作者：Author for correspondence；E-mail：cywang@ynu.edu.cn
收稿日期：2008-04-11，2008-09-10 接受发表
作者简介：欧光龙（1983-）男，硕士，助理实验师，主要研究方向为植被及景观生态学及 GIS 应用。

2005; Lu 等, 2006; 黄晓霞等, 2007)、群落动态及演替 (Avis and Lubke, 1996)、植被恢复 (何小琴等, 2007)、生物多样性 (Pitkanen, 2000; 李跃霞和上官铁梁, 2006) 等研究中。

高黎贡山北段处于横断山区的中心地带, 其物种极为丰富, 植被类型复杂多样, 属全球25个生物多样性优先保护的热点地区之一 (Mayer, 2000)。高黎贡山北段尤其是独龙江流域雨量大, 全年无雨天数仅约40天, 加之交通极为不便。对该区域的研究主要集中于地理、动植物资源及区系组成、物种多样性、人文等方面 (李恒, 1993, 1994a, b; 何大明和李恒, 1996; 朱华和闫丽春, 2003; 冯建孟等, 2006), 对该区域植被仍缺乏较系统全面的研究 (王崇云等, 2001)。

本文采用TWINSPAN数量分类方法研究高黎贡山北段植被, 分析研究区内植物群落组成, 探讨TWINSPAN在物种丰富地区植被分类中的应用; 揭示研究区群落分布的生态学意义, 为TWINSPAN数量分类在复杂地区的植被研究提供借鉴, 为自然保护区的保护和管理提供有价值的参考资料。

1　研究区概况

研究区位于云南省怒江州贡山县境内, 处于27°18′2″～28°14′25″N, 98°4′49″～98°29′41″E之间。为典型的高山峡谷地貌, 由高黎贡山、独龙江和担当力卡山脉东坡组成 (图1)。该区最低点为独龙江出境处 (中缅41号界桩), 该处江面海拔1 160 m, 最高点为高黎贡山主峰嘎娃嘎普II峰5 128 m, 河谷至山顶高差达3 968 m。担当力卡山地势略低, 一般山峰均在3 500 m以上, 最高峰南代旺腊卡海拔4 964 m, 河谷至山顶高差达3 804 m。

因受西南季风及地貌特征的影响, 该区域气候具冬暖夏凉、雨量充沛、日照时数较周围低和阴雨寡照的重要特点, 是典型的海洋性气候。

研究区内植物区系是在古南大陆热带亚洲植物区系的基础上, 演化蜕变而成的温带性的东亚植物区系, 其区系组成在属水平上, 以热带起源为主, 占所有属的52.08%; 在种的水平则以温带地理成分为主 (李恒, 1994a)。研究区属高黎贡山国家级自然保护区的核心地段, 受人为干扰较少, 保存有原始的植被; 主要植被类型有湿润常绿阔叶林、中山湿性常绿阔叶林、铁杉-阔叶混交林、寒温性针叶林、寒温性灌丛、亚高山草甸等。原生性的植被是羚牛等重要保护动物的栖息地 (李石华等, 2007)。

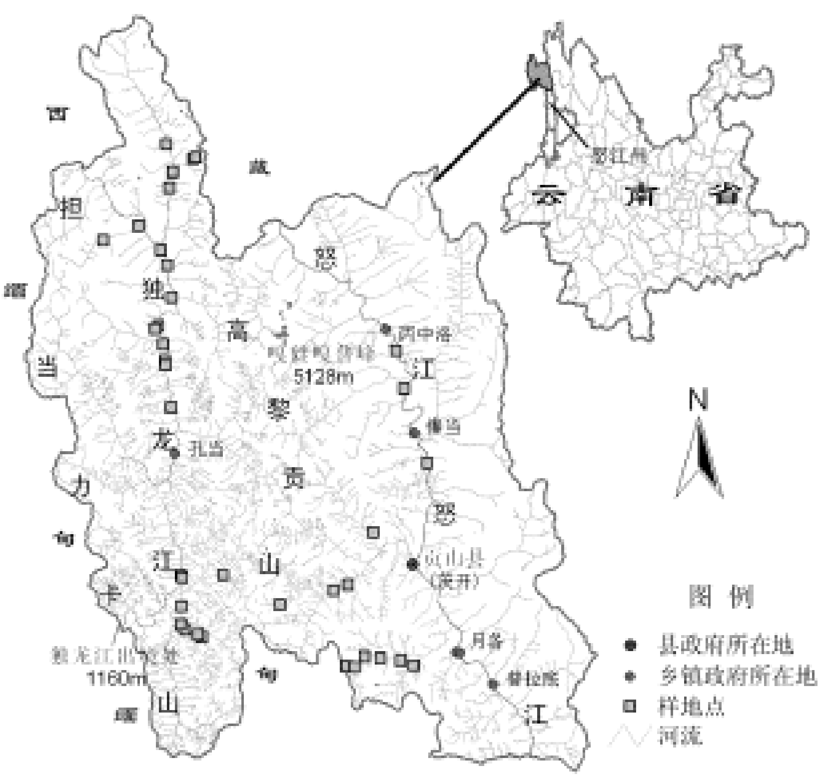

图1　研究区位置及取样地点分布示意图

Fig.1　Map of the study area and the plots location

2　研究方法

2.1　群落调查

在野外样地调查中, 选取典型群落地段结合法瑞学派和英美学派的方法进行样地记录。常绿阔叶林样地面积为20 m×20 m, 针叶林为10 m×10 m, 落叶阔叶林为10 m×10 m, 灌丛为5 m×5 m。样地位置进行GPS定位, 同时记录样地的群落环境特征, 包括海拔、坡度、坡向、坡位等数据; 样地内所有物种采用Braun-Blanquet的多优度-群聚度等级记分, 另记录乔木层物种的高度、胸径、基径等数据。

2.2　TWINSPAN分类

数量分类采用Cornell生态学软件包中的TWINSPAN程序对植物群落进行TWINSPAN数量分类。在执行TWINSPAN分析的过程中需要设定相应参数, 包括“假种 (Pseudospecies)”切割水平、分类最大水平数、各假种水平加权值、指示种指示潜力等 (Hill, 1979)。本文采用群落样地调查中所有的物种进行分析, 得到699×68的物种-样地矩阵。

TWINSPAN分析的参数设置为: “假种”切割水平采用6级, 各水平值分别是0.00、0.02、0.10、0.20、0.40、0.70; 分类最小种组采用5个; 每次分类的指示种的最大数量为10个; 最终结果矩阵显示的最大物种数

为 699；分类的最大水平数为 6 次；各假种水平的加权值分别为 1、1、2、2、3、3；指示种指示潜力分别赋值 0、0、1、1、1、1，即可作为最终指示种的物种其多优度 - 群聚度值应为 1.1 以上；所有草本层的物种参与数量分类，但不视为指示种。

3　结果与分析

3.1　指示种分析

68 个样地 TWINSPAN 数量分类结果见图 2。分类结果的指示种和聚组情况见下。

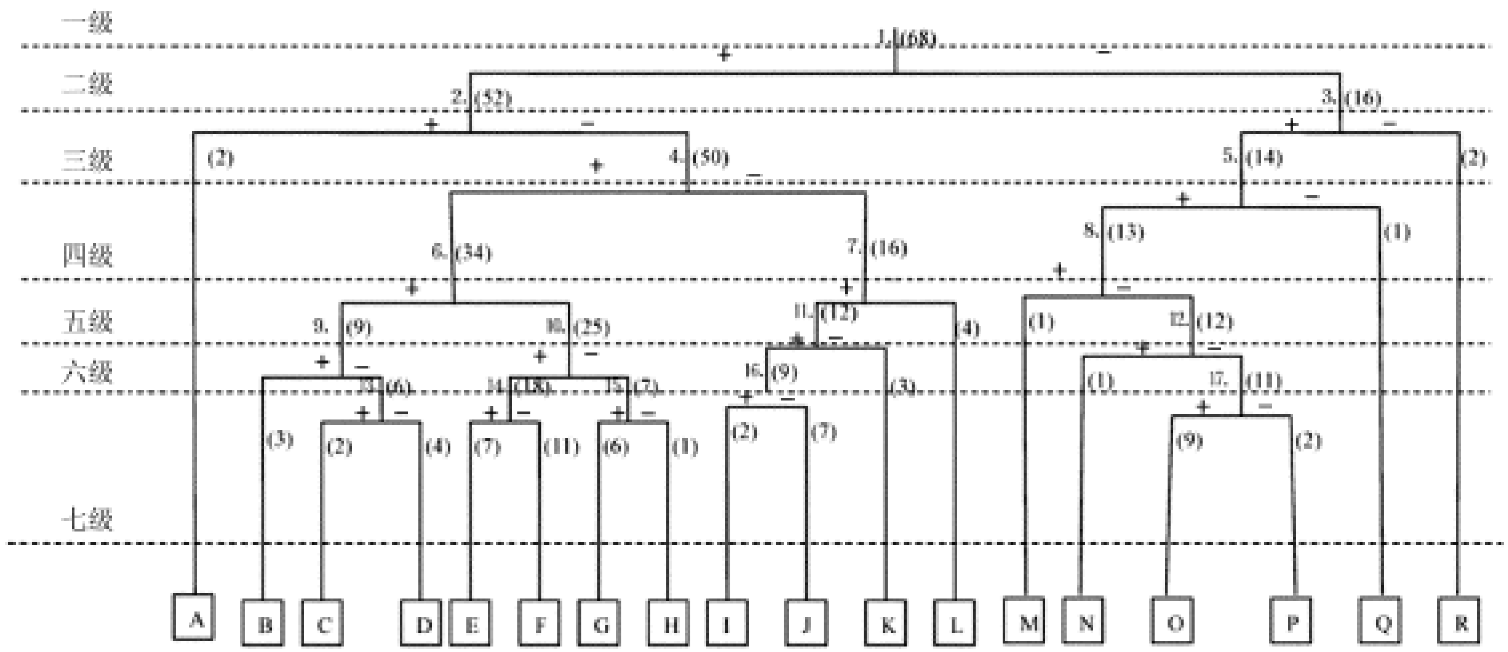

图 2　研究区植物群落 TWINSPAN 分类结果图

Fig. 2　The classification of plant communities by TWINSPAN at the study area

注：图中“级数”表示分类水平数；“数字”表示分类次数；“括号内数字”表示该类包含的样地数；“字母”表示分类聚组号

Note: Classes: levers of classification; Arabic numerals: times of classification; Arabic numerals in brackets: number of plots; Capital: the different groups

划分各个分类水平的指示种分别是：

(1) 城口马蓝 (*Pteracanthus flexus*) (3 +)[①]、树八爪龙 (*Sarcococca hookeriana* var. *digyna*) (3 +)、亚东杨 (*Populus yatungensis*) (3 +)、贡山栎 (*Quercus kongshanensis*) (3 +)；

(2) 地檀香 (*Gaultheria forrestii*) (3 -)、夺目杜鹃 (*Rhododendron arizelum*) (3 -)；

(3) 城口马蓝 (*Pteracanthus flexus*) (3 -)、粗枝杜鹃 (*Rhododendron basilicum*) (3 -)、弩刀箭竹 (*Fargesia praecipua*) (3 -)；

(4) 旱冬瓜 (*Alnus nepalensis*) (3 -)、薄片青冈 (*Cyclobalanopsis lamellosa*) (3 +)、绢毛印度木荷 (*Schima sericans* var. *paracrenata*) (3 +)、苍山冷杉 (*Abies delavayi*) (3 +)、青冈栎 (*Cyclobalanopsis glauca*) (3 +)、长圆鞘箭竹 (*Fargesia orbiculata*) (3 +)、云南铁杉 (*Tsuga dumosa*) (3 +)、厚叶石栎 (*Lithocarpus pachyphyllus*) (3 +)；

(5) 长梗润楠 (*Machilus longipedicellata*) (3 +)；

(6) 旱冬瓜 (*Alnus nepalensis*) (5 -)、长穗桦 (*Betula cylindrostachya*) (3 -)、云南绣球 (*Hydrangea yunnanensis*) (3 -)、云南松 (*Pinus yunnanensis*) (3 -)、南烛一种 (*Lyonia* sp.) (3 +)、槭树一种 (*Acer* sp.) (3 -)、红花木莲 (*Manglietia insignis*) (3 -)、野核桃 (*Juglans cathayensis*) (3 -)；

(7) 苍山冷杉 (*Abies delavayi*) (3 +)、长圆鞘箭竹 (*Fargesia orbiculata*) (3 +)；

(8) 苍山冷杉 (*Abies delavayi*) (3 -)；

(9) 云南松 (*Pinus yunnanensis*) (3 -)、旱冬瓜 (*Alnus nepalensis*) (4 +)、云南绣球 (*Hydrangea yunnanensis*) (3 +)、马桑 (*Coriaria nepalensis*) (3 -)、尾叶白珠 (*Gaultheria griffithiana*) (3 -)、长穗桦 (*Betula cylindrostachya*) (4 -)；

(10) 旱冬瓜 (*Alnus nepalensis*) (3 -)、芒种花 (*Hypericum patulum*) (3 +)、南烛一种 (*Lyonia* sp.) (3 -)、薄片青冈 (*Cyclobalanopsis lamellosa*) (3 +)、红河鹅掌柴 (*Schefflera hoi*) (3 +)、长叶水麻 (*Debregeasia longifolia*) (3 +)；

---

① “城口马蓝 (*Pteracanthus flexus*) (3 +)”表示：“物种中文名 (物种拉丁名) (N - +)”。N：不同的假种水平等级，“ - ”示与分类聚组为负相关，“ + ”示与分类聚组为正相关，下同。

(11) 云南铁杉 (*Tsuga dumosa*) (3+)、薄片青冈 (*Cyclobalanopsis lamellosa*) (3-)、绢毛印度木荷 (*Schima sericans* var. *paracrenata*) (3-)、青冈栎 (*Cyclobalanopsis glauca*) (3-)、多变石栎 (*Lithocarpus variolosus*) (3+)、云南凹脉柃 (*Eurya cavinervis*) (3+)、厚叶石栎 (*Lithocarpus pachyphyllus*) (3+);

(12) 秃杉 (*Taiwania flousiana*) (3-);

(13) 旱冬瓜 (*Alnus nepalensis*) (3+);

(14) 旱冬瓜 (*Alnus nepalensis*) (3-)、杜鹃一种 (*Rhododendron* sp.) (3-)、南烛一种 (*Lyonia* sp.) (3-)、悬钩子一种 (*Rubus* sp.) (3+)、旱冬瓜 (灌木) (*Alnus nepalensis*) (3+)、微绒绣球 (*Hydrangea heteromalla*) (3-);

(15) 薄片青冈 (*Cyclobalanopsis lamellosa*) (3+);

(16) 印度木荷 (*Schima sericans*) (3-);

(17) 云南铁杉 (*Tsuga dumosa*) (3+)、云南红豆杉 (*Taxus yunnanensis*) (3+)。

3.2　聚组分析

TWINSPAN 将 68 个样地分为了 18 组，各组包含的样地及群落描述如下:

A: 地檀香、血红杜鹃群落 (*Gaultheria forrestii*, *Rhododendron sanguineum* Comm.)，包括 2 个样地；分布于独龙江流域海拔 3 200 m 以上的陡坡上，群落结构简单，仅有灌木层和草本层两层，群落高 1～2 m，物种以地檀香 (*Gaultheria forrestii*)、血红杜鹃 (*Rhododendron sanguineum*) 为优势和代表，其它还有高山柏 (*Sabina squamata*)、刺毛白珠 (*G. trichophylla*) 等。

B: 云南松群落 (*Pinus yunnanensis* Comm.)，包括 3 个样地；主要分布于独龙江和怒江河谷两岸海拔 2 500 m 以下的坡地上，群落结构简单，群落高约 6～8 m，乔木层树种以云南松 (*Pinus yunnanensis*) 为优势，混生有旱冬瓜 (*Alnus nepalensis*) 等物种。

C: 野核桃群落 (*Juglans cathayensis* Comm.)，包括 2 个样地；这是研究区内一个特殊的次生性群落类型，主要分布于河谷地段靠近居民点的陡坡地段，海拔在 1 500～2 200 m 之间，物种以野核桃 (*Juglans cathayensis*) 为代表，但是林内有常绿阔叶林优势物种残留，如红花木莲 (*Manglietia insignis*)、白穗石栎 (*Lithocarpus leucostachyus*) 等。

D: 旱冬瓜、云南绣球群落 (*Alnus nepalensis*, *Hydrangea yunnanensis* Comm.) 和旱冬瓜、大理柳群落 (*Alnus nepalensis*, *Salix daliensis* Comm.)，包括 5 个样地；这是研究区内一类重要次生群落类型；主要分布于海拔 2 500 m 以下的河谷地段，一般其分布地坡度不大，群落结构简单，分层明显。群落高约 15 m，群落盖度一般 80% 以上，乔木层多以旱冬瓜为单优种，灌木层为云南绣球 (*Hydrangea yunnanensis*)、微绒绣球 (*H. heteromalla*) 等物种。旱冬瓜、大理柳群落则仅分布于独龙江河谷北段海拔 2 500 m 左右的河岸边，群落结构简单，乔木层仅有旱冬瓜一种，灌木层以大理柳 (*Salix daliensis*) 为多，草本层盖度不大，物种不多。

E: 包括 6 个样地；这是分布于河谷地段海拔 1 300～2 000 m 左右的一类次生性群落类型，群落高 6～15 m 不等，群落盖度在 85% 以上；群落结构简单，一般为乔木层、灌木层和草本层三层，或者仅有灌木层和草本层两层，乔木层物种主要是云南松和旱冬瓜，另外还有一些原来常绿阔叶林的残留物种，如长梗润楠 (*Machilus longipedicellata*)、青冈栎 (*Cyclobalanopsis glauca*) 等，个别陡峭地段还有乔松 (*Pinus griffithii*) 分布；灌木层物种有杜鹃多种 (*Rhododendron* spp.)、多脉水东哥 (*Saurauia polyneura*) 等，草本层物种较少。

F: 包括 11 个样地；这也是一类次生性群落类型，主要为河谷地段原来轮歇地弃耕之后恢复起来的植被，群落结构简单，仅有草本层，物种以悬钩子 (*Rubus* sp.) 为优势，其它还有蒿一种 (*Artemisia* sp.)、千星菊 (*Myriactis wallichii*) 等;

G: 毛蕨菜、白茅、芒种花群落 (*Pteridium revolutum*, *Imperata cylindrica*, *Hypericum patulum* Comm.)，包括 6 个样地；这是研究区内常见的一类次生群落类型，一般是退耕还林之后土地或轮歇地上恢复起来的，主要分布于海拔 2 000 m 左右的平缓坡面上；群落结构简单，通常只有灌木层和草本层，甚至仅有草本层；群落高 2 m 左右，以毛蕨菜 (*Pteridium revolutum*) 为优势，其

它还有白茅（*Imperata cylindrica*）、芒种花（*Hypericum patulum*）、长叶水麻（*Debregeasia longifolia*）等物种。

H：薄片青冈、红河鹅掌柴群落（*Cyclobalanopsis lamellosa*，*Schefflera hoi* Comm.），包括1个样地；本群落是一类次生性的群落类型。其主要分布在南部独龙江流域河谷地带海拔1 500 m左右受人类活动影响较严重的地段；群落高约8 m，总盖度约90%；群落林冠参差不齐，群落结构简单，分层明显，通常可以分为乔木层、灌木层和草本层三层。

I：青冈栎、绢毛印度木荷群落（*Cyclobalanopsis glauca*，*Schima sericans* var. *paracrenata* Comm.），包括2个样地；本群落主要分布在海拔2 100～2 420 m郎王夺小羊路和高黎贡山东坡的东哨房至其期的阳坡上；群落生境湿润，土壤为黄棕壤，群落林冠整齐，外貌绿色；群落结构分层明显，一般可以分为三层。群落高16～20 m，群落总盖度为80%～95%。乔木层高16～20 m，盖度为55%；以青冈栎（*Cyclobalanopsis glauca*）、印度木荷（*Schimma sericans*）为优势，另外还有薄片青冈（*C. lamellota*）、俅江青冈（*C. kiukiangensis*）、绢毛印度木荷（*Schima sericans* var.-*paracrenata*）、石栎（*Lithcarpus* spp.）等常绿树种和长穗桦（*Betula cylindrostachya*）、青榨槭（*Acer wardii*）等落叶树种；灌木层高4～6 m，盖度为45%；物种主要有长梗润楠（*Machilus longipedicellata*）等，几乎不见箭竹（*Fargesia* sp.）和其它竹类；草本层高1 m，盖度40%；主要物种有鳞毛蕨（*Dryopteris* sp.）等；在林内多苔藓、兰科多种等附生植物。

J：薄片青冈、印度木荷、石栎群落（*Cyclobalanopsis lamellosa*，*Schima sericans*，*Lithocarpus* spp. Comm.），包括7个样地；本群落主要分布在独龙江流域海拔1 800～2 500 m的河谷地段，本群落多发育在母岩为片麻岩上的红壤上，其生境湿润，土层肥厚；群落林冠整齐，群落高30 m，群落总盖度达100%；群落分层明显，一般可以分为四层，即乔木上层、乔木下层、灌木层和草本层。乔木层树种以薄片青冈为优势，或者与青冈栎、曼青冈、俅江青冈、硬斗石栎（*Lithocarpus hancei*）、厚叶石栎（*L. pachyphyllus*）、印度木荷（*Schima sericans*）、绢毛印度木荷（*Schima sericans* var. *paracrenata*）等物种形成共优，有的群落内还有秃杉（*Taiwania flousiana*）分布，该种常高出群落主要层次10 m左右，高可达35 m；灌木层物种以箭竹或者云南方竹（*Chimonobambusa yunnanensis*）为优势，草本层物种不多，林内多层间植物。

K：云南铁杉、厚叶石栎、多变石栎群落（*Tsuga dumosa*，*Lithocarpus pachyphyllus*，*L. variolosus* Comm.）和云南铁杉、滇藏槭、高山桦群落（*Tsuga dumosa*，*Acer wardii*，*Betula delavayi* Comm.），包括3个样地；这两类群落类型统称为云南铁杉针阔混交林，该类群落多呈小片分布于海拔2 500～3 000 m的亚高山地区，群落外貌呈现出一片深绿浅绿镶嵌的色调，群落层次一般分为四层，即乔木上、下层、灌木层和草本层。其中云南铁杉、厚叶石栎、多变石栎群落多分布于海拔2 500～2 700 m的中山湿性常绿阔叶林林缘上部，生境较为湿润，土壤为棕壤，地面多苔藓，林内腐殖质层较厚。群落一般分为四层，即乔木上、下层、灌木层和草本层，乔木上层除云南铁杉外，还有多变石栎、厚叶石栎、杜鹃（*Rhododendron* spp.）等，乔木下层有鹅掌柴（*Schefflera* sp.）、润楠（*Machilus* sp.）、吴茱萸叶五加（*Acanthopanax evodiaefolius*）等；灌木层有山矾（*Symplocos* sp.）、箭竹（*Fargesia* sp.）等，草本层有瘤足蕨（*Plagiogyria* sp.）等。而云南铁杉、青榨槭、高山桦群落则主要分布于海拔2 800～3 000 m的范围内，在山地植被垂直带上位于寒温性针叶林林缘以下；本群落类型多发育在母岩为花岗岩的土壤上，且样地内岩石裸露，地表多大石块，群落生境较为潮湿；群落层次一般分为三层，即乔木层、灌木层和草本层；乔木层除云南铁杉外，混生有高山的落叶树种，代表物种为滇藏槭（*Acer wardii*）和高山桦（*Betula delavayi*）。

L：苍山冷杉、怒江红杉群落（*Abies delavayi*，*Larix speciosa* Comm.），包括4个样地；该群落主要分布于研究区内独龙江流域山体中上部、高黎贡山东坡海拔在2 850 m以上的地区。本群落多呈疏林状，只是在东哨房至其期途中海拔2 900 m左右处，河边陡坡处有高25～30 m的

森林，生长茂盛，而西哨房附近和高黎贡山东坡丹珠大箐附近海拔 3 080 m 多呈高 18～20 m 的稀疏林分。其群落结构较简单，分层明显；乔木层树种除苍山冷杉外，还有怒江红杉（*Larix speciosa*）、云南铁杉（*Tsuga dumosa*）、花楸（*Sorbus* sp.）等；林下一般有箭竹或一种爵床科植物的层片，有的则有杜鹃成片分布；草本层物种较少。另外在海拔较高处接近树线的地段，由于大雪等的影响，会造成冷杉等乔木树种的死亡，形成仅有灌木层的箭竹灌丛。

M：苍山冷杉、夺目杜鹃群落（*Abies delavayi*，*Rhododendron arizelum* Comm.），仅有 1 个样地；本群落主要分布在独龙江卡贡尔王当等地海拔 3 200 m 以上的亚高山地段。群落高 20 m，群落总盖度 85% 以上；群落结构简单，通常可以分为乔木上层、乔木下层、灌木层和草本层四层。乔木上层高 20 m，盖度 40%；只有苍山冷杉一个种；乔木下层高 8 m，盖度 75%；以夺目杜鹃（*Rhododendron arizelum*）为优势；灌木层高 1.2 m，盖度 20%；草本层高 0.4 m，盖度仅 5%；种类较少。

N：秃杉、曼青冈群落（*Taiwania flousiana*，*Cyclobalanopsis oxyodon* Comm.），仅有 1 个样地；本群落主要分布于其期附近山体海拔 2 100～2 200 m 的山脊中下部；该群落发育在花岗岩母岩上的黄棕壤上；群落林冠不整齐，群落分层明显，可分为五层，即乔木层三层，灌木层和草本层；群落一般高 42 m；乔木上层高 42 m，盖度 30%，仅有秃杉一种；乔木中层高 18～25 m，盖度 40%，是群落的主要层次，以曼青冈为优势；乔木下层高 6～12 m，盖度 20%，主要有滇润楠（*Machilus yunnanensis*）、印度木荷（*Schima sericans*）等；灌木层有箭竹（*Fargesia* sp.）等；草本层有灰背瘤足蕨（*Plagiogyria glaucescens*）、大羽鳞毛蕨（*Dryopteris wallichiana*）、沿阶草（*Ophiopogon bodinieri*）等。

O：香椿、亚东杨、马蹄果、光叶珙桐群落（*Toona sinica*，*Populus yatungensis*，*Protium serratum*，*Davidia involucrata* var. *vilmoriniana* Comm.），包括 9 个样地；是研究区内的一类特殊群落类型，仅见于独龙江流域恰巴戳附近海拔 2 400 m 左右的河谷边平缓地段，群落高达 35 m，群落结构复杂，分层明显，可分五层，乔木上层多为落叶树种，如香椿、马蹄果、亚东杨等，但也混生有曼青冈、贡山栎（*Quercus kongshanensis*）等常绿阔叶树种，另外还有高山三尖杉（*Cephalotaxus fortunei* var. *alpina*）、云南红豆杉（*Taxus yunnanensis*）等常绿针叶树种；乔木中层和下层则以常绿树种为多，也见较多的光叶珙桐，灌木层中城口马蓝（*Pteracanthus flexus*）和树八爪龙（*Sarcococca hookeriana* var. *digyna*）成片分布，草本层物种较少，盖度 40% 以下。

P：曼青冈群落（*Cyclobalanopsis oxyodon* Comm.），包括 2 个样地；本群落主要分布于独龙江流域北部海拔 2 400～2 700 m 的中山地区，尤其常见于海拔 2 500 m 左右；群落林冠整齐或者有油麦吊云杉（*Picea brachytyla* var. *complanata*）高出群落主要层次，群落高约 20（40）m，群落总盖度约为 95%；分层明显，可分为乔木层（或者乔木层分为三层）、灌木层和草本层。群落以曼青冈为优势层优势种，另外还有油麦吊云杉、贡山栎等，林下有城口马蓝层片。

Q：马蹄荷、长梗润楠群落（*Exbucklandia populnea*，*Machilus longipedicellata* Comm.），仅有 1 个样地；是分布于独龙江海拔 1 800 m 左右的河谷地带的一类次生性常绿阔叶林，其群落结构简单，群落高约 35 m，总盖度 98% 左右。乔木层以马蹄荷为优势，物种不多，层盖度不大，灌木层物种较少，盖度不大，草本层物种较多，盖度达 80% 左右；另外林内有大量的层间植物，在树干和岩石上附生有大量蕨类植物和兰科植物。

R：厚叶石栎、粗枝杜鹃群落（*Lithocarpus pachyphyllus*，*Rhododendron basilicum* Comm.），包括 2 个样地；这类群落类型主要分布于海拔 2 600～2 800 m 左右的中山地带，群落结构较复杂但分层明显，一般可以分为四层。其中乔木上层树种为厚叶石栎，但该层盖度不大，群落的优势层是乔木中层，物种以粗枝杜鹃、凸尖杜鹃（*Rh. sinogrande*）为优势，灌木层以水青树（*Tetracentron sinense*）为多。

4　讨论与结论

4.1　TWINSPAN 分类的指示种

从指示种看，TWINSPAN 分类共得到 37 个

指示种，其中乔木 20 种，分别是薄片青冈（*Cyclobalanopsis lamellosa*）、青冈栎（*C. glauca*）、厚叶石栎（*Lithocarpus pachyphyllus*）、多变石栎（*L. variolosus*）、贡山栎（*Quercus kongshanensis*）、印度木荷（*Schimma sericans*）、绢毛印度木荷（*S. s* . var. *paracrenata*）、红花木莲（*Manglietia insignis*）、长梗润楠（*Machilus longipedicellata*）、云南凹脉柃（*Eurya cavinervis*）、苍山冷杉（*Abies delavayi*）、云南铁杉（*Tsuga dumosa*）、秃杉（*Taiwania flousiana*）、云南红豆杉（*Taxus yunnanensis*）、云南松（*Pinus yunnanensis*）、长穗桦（*Betula cylindrostachya*）、旱冬瓜（*Alnus nepalensis*）、槭树一种（*Acer* sp .）、亚东杨（*Populus yatungensis*）和野核桃（*Juglans cathayensis*）；灌木 17 种，分别是有城口马蓝（*Pteracanthus flexus*）、树八爪龙（*Sarcococca hoolkeriana* var. *digyna*）、地檀香（*Gaultheria forrestii*）、夺目杜鹃（*Rhododendron arizelum*）、粗枝杜鹃（*Rh. basilicum*）、杜鹃一种（*Rh.* sp .）、弩刀箭竹（*Fargesia praecipua*）、长圆鞘箭竹（*F. orbiculata*）、马桑（*Coriaria nepalensis*）、尾叶白珠（*Gaultheria griffithiana*）、芒种花（*Hypericum patulum*）、红河鹅掌柴（*Schefflera hoi*）、长叶水麻（*Debtegeasia longifolia*）、悬钩子一种（*Rubus* sp .）、微绒绣球（*Hydrangea heteromalla*）、云南绣球（*H. yunnanensis*）和南烛一种（*Lyonia* sp .）。

TWINSPAN 按照指示种分类的方法和法瑞学派的依据特征种分类的方法有一定的一致性（张金屯，2004）。TWINSPAN 分类所得到的指示种大部分都是群落的优势种，很多是群落的建群种，如青冈栎、薄片青冈、云南松、旱冬瓜、苍山冷杉等；这些物种是群落的优势种也是群落的标志种。

从区系组成上看，在属水平上，乔木层树种多为热带亚洲分布、北温带分布的属，热带亚洲分布的属有石栎属、润楠属、木莲属和木荷属，北温带分布的属有槭属、青冈属、冷杉属和桦木属，另外还有东亚 - 北美分布的铁杉属和中国特有分布的秃杉属；灌木层的物种多为温带分布的属，如杜鹃花属、悬钩子属、金丝桃属和马桑属，绣球花属是东亚 - 北美分布的属，另外还有泛热带分布的鹅掌柴属（吴征镒，1991，2005）。在种的分布上，指示种多地区特有种，如厚叶石栎属马来亚 - 独龙江 - 东喜马拉雅地区分布，这些种多为中国特有种，如贡山栎是滇东南 - 独龙江分布，苍山冷杉、亚东杨是东喜马拉雅 - 独龙江分布，云南松是滇、黔、桂地区 - 独龙江地区分布，华北 - 独龙江分布的有野核桃（李恒，1994a）。

4.2　TWINSPAN 分类的聚组

本研究中 TWINSPAN 分类结果的 18 个聚组在群落分类上属于不同的植被分类单元，多数组已经到群丛水平，而个别组相当于群系组或植被亚型水平，如 K 组是群系组水平，即云南铁杉 - 阔叶混交林；O 组为研究区一类特殊落叶阔叶林的组合；E 组和 F 组则是一类次生性群落类型的组合；E 组为一类仍然残留有原生性物种的次生性群落；而 F 组为一类完全次生性的稀树灌木草丛。这种单纯的划分对群落分类意义不大。沈泽昊等（2000）提出了在采用 TWINSPAN 方法时应该强调区系 - 层次、优势度和等级原则以优化分类结果；本研究采用 TWINSPAN 数量分类方法，将研究区 68 个植物群落样地归并为 18 个聚组，并参照《云南植被》（吴征镒和朱彦丞，1987）和《中国植被》(吴征镒，1980）的分类原则将研究区植物群落划归为 6 个植被型、7 个植被亚型、7 个群系组、10 个群系和 18 个群落(附表)。

4.3　TWINSPAN 分类结果的环境解释

TWINSPAN 是一种基于排序技术的数量分类方法，是一种基于特征值（Eigenvalue）的分类，它与聚类分析等基于距离的分类方法不同，其分类结果还揭示了一定的环境信息。从分类揭示的环境信息看，聚组 B-G 和聚组 I-R 均存在较为明显的海拔梯度，其中聚组 B 至聚组 G 海拔逐渐降低，而从聚组 H 至聚组 M 群落分布海拔逐渐升高，群落类型从常绿阔叶林过渡到铁杉 - 阔叶混交林，再至寒温性针叶林。

另外 TWINSPAN 分类结果反映出群落受干扰的梯度变化，聚组 B-G 为次生性群落，聚组 H 为一类过渡型的常绿阔叶林，是常绿阔叶林中受到人为破坏较大的一类群落；聚组 I-N 是原生性较好的群落类型，分布在海拔 2 200～2 800 m 之间，受干扰较少，构成高黎贡山北段森林植被的

主体；聚组 O-R 又是一类受到较强自然干扰的类型，这些自然扰动的因素包括降雪、滑坡等，其中 R 是受自然干扰最为强烈的一类植被。

致谢 样地标本鉴定得到云南大学朱维明教授的悉心指导，野外调查得到云南大学党承林教授、王宝荣教授、苏文华教授的指导和协助，野外工作还得到高黎贡山自然保护区贡山管理局的大力协助。

〔参 考 文 献〕

Avis AM, Lubke RA, 1996. Dynamics and succession of coastal dune vegetation in the Eastern Cape, South Africa [J]. *Landscape and Urban Planning*, 34: 237—254

Baruch Z, 2005. Vegetation-environment relationships and classification of the seasonal savannas in Venezuela [J]. *Flora*, 200: 49—64

El-Bana M, Khedr A, Van Hecke P *et al.*, 2002. Vegetation composition of threatened hypersaline lake (Lake Bardawil) North Sinai [J]. *Plant Ecol*, 163: 63—75

Feng JM (冯建孟), Wang XP (王襄平), Fang JY (方精云), 2006. Altitudinal pattern of species richness and test of the Rapoport′s Rules in the drung river area, Southwest China [J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis* (北京大学学报 (自然科学版)), 42 (4): 515—520

He DM (何大明), Li H (李恒), 1996. Comprehensive Study on Dulongjiang and Dulong Nationality [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press

He XQ (何小琴), Jiang ZR (蒋志荣), Wang G (王刚) *et al.*, 2007. The successional recovery process of plant communities in Ziwuling area and classification and ordination of environmental factors [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 27 (3): 601—606

Hill MO, 1979. TWINSPAN-A FORTRAN Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-way Table by Classification of the Individuals and Attributes [M]. Ithaca. N. Y.: Cornell University

Hill MO, Smilauer P, 2005. TWINSPAN for Windows version 2.3 [R]. Centre for Ecology and Hydrology & University of South Bohemia, Huntingdon & Ceske Budejovice

Huang XX (黄晓霞), Jiang Y (江源), Liu QR (刘全儒) *et al.*, 2007. Relationship between habitats and communities of subalpine meadow on MT. Xiaowutai, North China [J]. *J Plant Ecol* (植物生态学报), 31 (3): 437—444

Li H (李恒), 1993. Flora in Dulongjiang Region [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press

Li H (李恒), 1994a. Delineation and feature of Dulongjiang region flora [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), Suppl. Ⅵ: 1—100

Li H (李恒), 1994b. The biological effect to the flora of Dulongjiang caused by the movement of Burman-Malaya geoblock [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), Suppl. Ⅵ: 113—120

Li SH (李石华), Wang JL (王金亮), Chen Y (陈姚), 2007. A primary study on habitat selection of Gaoligong Mountain Takin [J]. *Sichuan J Zool* (四川动物), 26 (1): 51—56

Li YX (李跃霞), Shangguan TL (上官铁梁), 2006. Plant species diversity of woody plant communities in Midpiece of Zhongtiao Moutains [J]. *Bull Bot Res* (植物研究), 26 (2): 163—168

Lu T, Ma KM, Zhang WH *et al.*, 2006. Differential responses of shrubs and herbs present at the upper Minjiang River basin (Tibetan Plateau) to several soil variables [J]. *J Arid Environments*, 67: 373—390

Lyon J, Sagers CS, 2002. Correspondence analysis of functional groups in a riparian landscape [J]. *Plant Ecol*, 164: 171—183

Mayer N, Mittermeier RA, Mittermeier CG *et al.*, 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities [J]. *Nature*, 403 (24): 853—858

McCune B, Mefford MJ, 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. vers. 4. MjM Software [Z]. Glenden Beach, Oregon, USA

Oksanen J, Minchin PR, 1997. Instability of ordination results under changes in input data order: explanations andremedies [J]. *J Veg Sci*, 8: 447—454

Pitkanen S, 2000. Classification of vegetational diversity in managed boreal forests in eastern Finland [J]. *Plant Ecol*, 146: 11—28

Shen ZH (沈泽昊), Jin YX (金义兴), Zhao ZE (赵子恩) *et al.*, 2000. A study on the quantitative classification of forest communities of Dalaoling region at the three gorges [J]. *J Wuhan Bot Res* (武汉植物学研究), 18 (2): 99—107

Wang CY (王崇云), He ZR (和兆荣), Zhu WM (朱维明), 2001. Outline of vegetation in Dulongjiang river watershed, Yunnan [J]. *Chin J Ecol* (生态学杂志), 20 (Suppl.): 26—33

Wu ZY (吴征镒), 1980. China Vegetation [M]. Beijing: Science Press

Wu ZY (吴征镒), Zhu YC (朱彦丞), 1987. Yunnan Vegetation [M]. Beijing: Science Press

Wu ZY (吴征镒), 1991. The areal-type of Chinese genera of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), Suppl. Ⅳ: 1—139

Wu ZY (吴征镒), 2005. The areal-type of Chinese genera of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnana* (云南植物研究), 27 (6): 577—604

Zhang JT (张金屯), 2004. Quantitative Ecology [M]. Beijing: Science Press

Zhou JL (周纪纶), Li B (李博), Jiang YX (蒋有绪) 译 (Whittaker RH, 1979), 1985. 植物群落分类 (Classification of Plant Communities) [M]. Beijing: Science Press

Zhu H (朱华), Yan LC (阎丽春), 2003. Notes on the realities and significances of the“Tanaka Line”and the“Ecogeographical Diagonal Line”in Yunnan [J]. *Advance in Earth Sci* (地球科学进展), 18 (6): 870—876

附表　研究区植被分类系统

Appendix The vegetation classification system of the study area

Ⅰ **亚热带常绿阔叶林** (Subtropical evergreen broadleaved forest)

一、**中山湿性常绿阔叶林** (Mountainous humid evergreen broadleaved forest)

㈠ **青冈林** (Form . Gr . *Cyclobalanopsis*)

1. **青冈栎、木荷林** (Form . *Cyclobalanopsis glauca*, *Schima* sp .)

⑴ **青冈栎、印度木荷群落** (*Cyclobalanopsis glauca*, *Schima sericans* Comm .)

2. **薄片青冈林** (Form . *Cyclobalanopsis lamellosa*)

⑵ **薄片青冈、印度木荷、石栎群落** (*Cyclobalanopsis lamellosa*, *Schima sericans*, *Lithocarpus* sp . Comm .)

⑶ **薄片青冈、红河鹅掌柴群落** (*Cyclobalanopsis lamellosa*, *Schefflera hoi* Comm .)

3. **曼青冈林** (Form . *Cyclobalanopsis oxyodon*)

⑷ **曼青冈群落** (*Cyclobalanopsis oxyodon* Comm .)

⑸ **秃杉、曼青冈群落** (*Taiwania flousiana*, *Cyclobalanopsis oxyodon* Comm .)

㈡ **石栎林** (Form . Gr . *Lithocarpus*)

4. **厚叶石栎林** (Form . *Lithocarpus pachyphyllus*)

⑹ **厚叶石栎、粗枝杜鹃群落** (*Lithocarpus pachyphyllus*, *Rhododendron basilicum* Comm .)

㈢ **马蹄荷林** (Form . Gr . *Exbucklandia*)

5. **马蹄荷林** (Form . *Exbucklandia populnea*)

⑺ **马蹄荷群落** (*Exbucklandia populnea*, *Machilus longipedicellata* Comm .)

Ⅱ **落叶阔叶林** (Deciduous broadleaved forest)

二、**暖性落叶阔叶林** (Warm deciduous broadleaved forest)

6. **旱冬瓜林** (Form . *Alnus nepalensis*)

⑻ **旱冬瓜、云南绣球群落** (*Alnus nepalensis*, *Hydrangea yunnanensis* Comm .)

⑼ **旱冬瓜、大理柳群落** (*Alnus nepalensis*, *Salix daliensis* Comm .)

7. **亚东杨、马蹄果、香椿林** (Form . *Populus yatungensis*, *Protium serratum*, *Toona sinica*, *Davidia involucrate*)

⑽ **亚东杨、马蹄果、香椿、光叶珙桐群落** (*Populus yatungensis*, *Protium serratum*, *Toona sinica*, *Davidia involucrata* var. *vilmoriniana* Comm .)

Ⅲ **暖性针叶林** (Warm coniferous forest)

三、**暖温性针叶林** (Warm-temperate coniferous forest)

8. **云南松林** (Form . *Pinus yunnanensis*)

⑾ **云南松群落** (*Pinus yunnanensis* Comm .)

9. **乔松林** (Form . *Pinus griffithii*)

Ⅳ **温性针叶林** (Temperate coniferous forest)

四、**寒温性针叶林** (Cold-temperate coniferous forest)

10. **苍山冷杉林** (Form . *Abies delavayi*)

⑿ **苍山冷杉、夺目杜鹃群落** (*Abies delavayi*, *Rhododendron arizelum* Comm .)

⒀ **苍山冷杉、怒江红杉群落** (*Abies delavayi*, *Larix speciosa* Comm .)

Ⅴ **针阔混交林** (Coniferous and deciduous mixed forest)

五、**云南铁杉 - 阔叶混交林** (Tsuga dumosa forest mixed broadleaved species)

㈣ **云南铁杉 - 常绿阔叶混交林** (Tsuga dumosa forest mixed evergreen broadleaved species)

⒁ **云南铁杉、厚叶石栎、多变石栎群落** (*Tsuga dumosa*, *Lithocarpus pachyphyllus*, *L. variolosus* Comm .)

㈤ **云南铁杉 - 落叶阔叶混交林** (Tsuga dumosa forest mixed deciduous broadleaved species)

⒂ **云南铁杉、滇藏槭、高山桦群落** (*Tsuga dumosa*, *Acer wardii*, *Betula delavayi* Comm .)

Ⅵ **稀树灌木草丛** (Shrub-grassland)

六、**暖温性稀树灌木草丛** (Temperate shrub-grassland)

⒃ **毛蕨菜、白茅、芒种花群落** (*Pteridium revolutum*, *Imperata cylindria*, *Hypericum patulum* Comm .)

⒄ **五叶悬钩子群落** (*Rubus* sp . Comm .)

Ⅶ **灌丛** (Scrub)

七、**寒温灌丛** (Cold-temperate scrub)

㈥ **杜鹃灌丛** (Form . Gr . *Rhododendron*)

⒅ **地檀香、血红杜鹃群落** (*Gaultheria forrestii*, *Rhododendron sanguineum* Comm .)

㈦ **箭竹灌丛** (Form . Gr . *Fargesia* spp .)